Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren (*Marmota marmota*)

K. HACKLÄNDER, U. BRUNS & W. ARNOLD

Abstract

Alpine marmots mature after their second hibernation but not all members of a family group reproduce successfully. Copulations could be observed between all females and males within a group. Closely related animals mate together, often resulting in close inbreeding, but apparently without any negative consequences. Only dominant females produce weaned young, which could be sired by several males, but mostly by the dominant one. Dominant animals suppress reproduction in subordinates by initiating agonistic interactions, which affect elevated levels of glucocorticoids ("stress hormones") in the blood of suppressed animals. In contrast to females, reproductive suppression in males is incomplete and predominantly sons of the dominant male may have some direct reproductive success. In groups with several subordinate females dominant females could be less reproductive. Apart from this intrasexual suppression males are able to prevent dominant females from reproduction when they take over a territory after the mating period. Hence, beside various benefits of sociality in Alpine marmots there are also costs, e.g. reproductive failures, caused by other group members.

Stapfia 63,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 146 (1999), 21-32

Einleitung

Alpenmurmeltiere haben sich in ihrer Biologie mit zwei grundsätzlichen Phänomenen an ihren alpinen Lebensraum angepaßt: Winterschlaf und Leben in hochsozialen Gruppen. Beide beeinflussen in besonderem Maße das Paarungssystem und die Reproduktion dieser Tierart, denn sowohl konditionelle als auch soziale Faktoren haben einen entscheidenden Einfluß darauf, ob und in welcher Form ein Individuum an der Fortpflanzung beteiligt ist.

Geschlechtsreife und Paarung

Geschlechtsreife

Prinzipiell hängt das Erreichen der Geschlechtsreife bei Murmeltieren von der Länge der Aktivitätsphase und der juvenilen Wachstumsrate ab. Bei allen Murmeltierarten ist die Länge der Aktivitätsphase im Lebensraum nicht nur durch den Breitengrad, sondern auch durch die Höhenlage über dem Meer begrenzt (NEE 1969; BARASH 1973b, 1974, 1976; JOHNS & ARMITAGE 1979). Je kürzer die Aktivitätsphase ist, desto weniger Zeit steht den Tieren zur Verfügung, ihren Körper aufzubauen und damit die Geschlechtsreife zu erreichen. Alpenmurmeltiere werden im Freiland frühestens im Laufe des dritten Sommers adult (d. h. im Alter von zwei Jahren) und sind meistens erst nach dem dritten Winterschlaf weder hinsichtlich ihrer Körpergröße noch in ihrem Körpergewicht von älteren Tieren zu unterscheiden (ARNOLD 1990a, 1990b; HACKLÄNDER et al. 1998; HACKLÄNDER & ARNOLD 1998b). Entsprechend der geographischen Verteilung der Alpenmurmeltiere in ihrem Verbreitungsgebiet schwanken die Angaben über den Beginn der Geschlechtsreife in dieser Art. Je nach Untersuchungsgebiet sind geschlechtsreife Tiere nach zwei bis vier Wintern zu erwarten (KRAPP 1978). KRATOCHVÍL & HRABE (1964) sowie ARNOLD & DITTAMI (1997) belegen die Geschlechtsreife von zweijährigen Männchen und mehrere Autoren (PSENNER 1956b; ARNOLD 1990b) berichten von trächtigen zweijährigen Weibchen. Obwohl jedoch Alpenmurmeltierweibchen im Alter von zwei Jahren bereits geschlechtsreif sein können, wurde bisher im Freiland kein Weibchen registriert, das im Alter von zwei Jahren Jungtiere hervorbrachte.

Paarungsverhalten

Über das Paarungsverhalten der Alpenmurmeltiere wurde vor allem durch MÜLLER-USING (1956, 1957) und PSENNER (1956a, 1956b, 1957, 1960) erstmals ausführlicher berichtet. Vor allem PSENNER konnte durch seine erfolgreiche Aufzucht in Gefangenschaft (Alpenzoo Innsbruck) detaillierte Beschreibungen liefern. Die Paarungszeit der Alpenmurmeltiere findet nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf statt und dauert ca. zwei Wochen. Das Verhalten der Tiere läßt darauf schließen, daß Weibchen nur an einem Tag empfängnisbereit sind (s. a. HEMBECK 1958). Bis zur Kopulation führen Männchen und Weibchen einer Gruppe ausgedehnte Paarungsspiele auch außerhalb der Baue durch. Dazu gehören u. a. häufiges Beriechen, spielerische Verfolgungsjagden und gegenseitige Fellpflege. Deckakte können mehrere Minuten (max. 17) andauern und finden meistens innerhalb der Baue statt (ARNOLD et al. 1994). Nach der Kopulation geben Weibchen häufig katzenartige Schreie von sich, die weitere Männchen zum Paarungsspiel bzw. zur Paarung selbst animieren können. Innerhalb einer Familie sind Kopulationen zwischen allen geschlechtsreifen Weibchen und Männchen einer Gruppe zu beobachten (s. a. Abschnitt Paarungssystem). Ein Weibchen kann sich dabei mit mehreren Männchen 8 bis 10 mal im Lauf eines Tages paaren (HEMBECK 1958).

Paarungssystem

Das Paarungssystem der Alpenmurmeltiere wurde lange Zeit als monogam angesehen: nur das dominante, territoriale Paar einer Familie bringt Nachwuchs hervor. Für die Weibchen gilt dies nach wie vor, wie zahlreiche Studien zeigen konnten (z. B. ARNOLD 1990b; HACKLÄNDER et al. 1998). Die Fortpflanzung der Weibchen einer Gruppe ist strikt an den sozialen Status geknüpft, denn alle Jungtiere, die in einem Territorium im Juli den Wurfbau verlassen, sind Nachkommen des dominanten Weibchens. Selbst in Jahren,

in denen das dominante Weibchen mit der Reproduktion aussetzt, werden von den anderen Weibchen ihrer Gruppe keine eigenen Jungtiere entwöhnt. Zwar können auch subdominante Weibchen trächtig werden (ARNOLD 1990a; GOOSSENS et al. 1996; HACKLÄNDER et al. 1998), doch sind in Familiengruppen mit klaren sozialen Verhältnissen niemals zwei Würfe vorhanden.

Bei den Männchen wurde das Bild der Monogamie in den letzten Jahren revidiert. Weil das dominante Weibchen auch mit subdominanten Männchen kopuliert (MÜLLER-USING 1957; HEMBECK 1958; ARNOLD 1990a, 1990b), konnte mehrfach gezeigt werden, daß auch die untergeordneten Männchen an der Vaterschaft eines Wurfes beteiligt sein können (KLINKICHT 1993; ARNOLD et al. 1994; BRUNS 1997; GOOSSENS et al. 1998). BRUNS (1997) konnte zeigen, daß in Gruppen mit subdominanten Männchen zu ca. 17 Prozent die Vaterschaft des dominanten Männchens ausgeschlossen werden kann (Abb. 1). Dieser Zusammenhang war hauptsächlich auf die Anwesenheit von Söhnen des dominanten Männchens bedingt. Dominante Männchen lassen anscheinend eine begrenzte Beteiligung an der Reproduktion zu, damit sich für die subdominanten Männchen das Verbleiben in der Gruppe auch weiterhin rentiert. Es sind nämlich vor allem die Männchen, die die Jungtiere während des Winters wärmen (ARNOLD 1993). Subdominante Männchen könnten ihre direkte Fitness erhöhen, wenn sie mehr in das Überleben der Jungtiere während des Winterschlafs investieren anstatt versuchen, in anderen Familien dominant zu werden. Männchen wandern womöglich aus diesen Gründen auch später aus ihren Geburtsgebieten ab als Weibchen (ARNOLD 1990b, FREY-ROOS 1998). S. a. Kapitel „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge".

Interessanterweise konnte BRUNS (1997) selbst in Gruppen ohne subdominante Männchen Jungtiere feststellen, die nicht vom dominanten Männchen gezeugt wurden (Abb. 1). Insgesamt konnte in ca. 5 Prozent solcher Gruppen das Männchen von der Vaterschaft ausgeschlossen werden. Diese Tatsache kann dadurch erklärt werden, daß Weibchen mit Männchen aus Nachbargebieten oder mit wandernden Murmeltiermännchen kopulieren (ARNOLD 1990a, GOOSSENS et al. 1996). In diesem Zusammenhang stehen Beobachtungen von BARASH (1973a) an männlichen Olympmurmeltieren (*M. olympus*), die im zeitigen Frühjahr in den Nachbargebieten umherstreiften und mit den dortigen adulten Weibchen interagierten. Exkursionen von Alpenmurmeltieren in benachbarte Gruppen wurden von LATTMANN (1973) und HACKLÄNDER (1997) beschrieben.

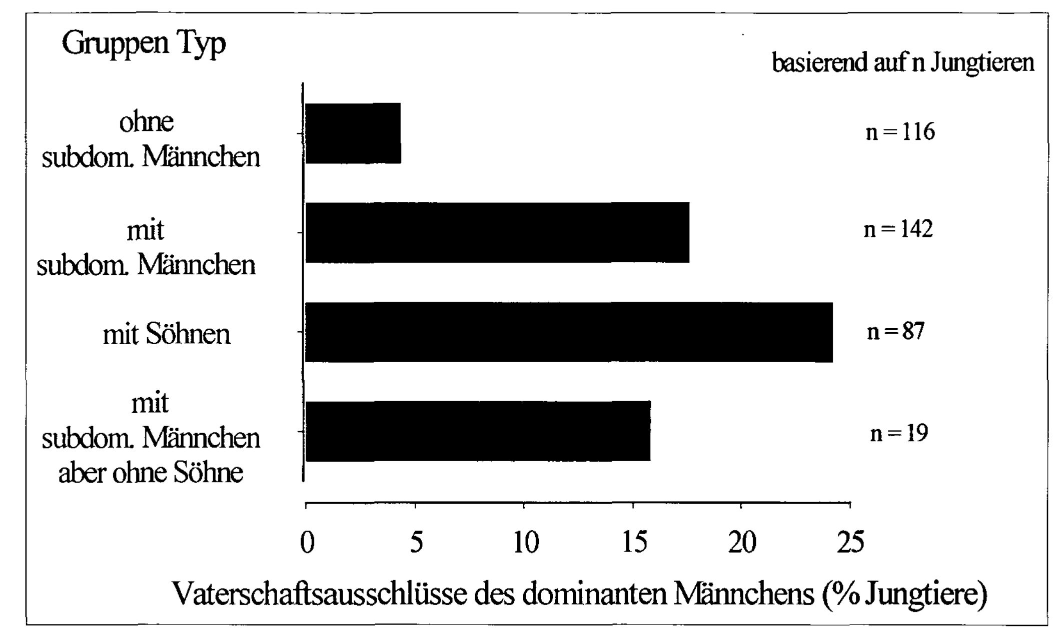


Abb. 1: Vaterschaftsausschlüsse (basierend auf DNA-fingerprinting) des dominanten Männchens in verschiedenen Gruppenzusammensetzungen (nach BRUNS 1997).

Das Paarungssystem der Alpenmurmeltiere fördert in Zusammenhang mit der engen Verwandtschaft der Tiere innerhalb einer Familiengruppe grundsätzlich die Gefahr von Inzucht. Tatsächlich stammen z. B. in der Berchtesgadener Population 28 Prozent der Jungtiere aus Paarungen mit enger Inzucht, d. h. Paarungen zwischen Vollgeschwistern oder zwischen Eltern und deren Nachwuchs (BRUNS 1997). Diese Inzucht wirkt sich deutlich negativ auf das Entwöhnungsgewicht der Jungtiere aus, das im Vergleich zum Normalwert um ein Sechstel verringert ist. Dennoch haben ingezüchtete Individuen keine geringere Überlebenswahrscheinlichkeit. Anschei-

nend gibt es auch daher bei Alpenmurmeltieren keine Hinweise für Inzuchtvermeidung. BRUNS (1997) nimmt an, daß Inzucht im Vergleich zu den hohen Kosten, die durch Abwanderung aus dem Familienverband verursacht werden (FREY-ROOS 1998 vergleiche Kap. „Verzögerte Abwanderung und Jungenfürsorge"), für diese Tierart das kleinere Übel darstellt.

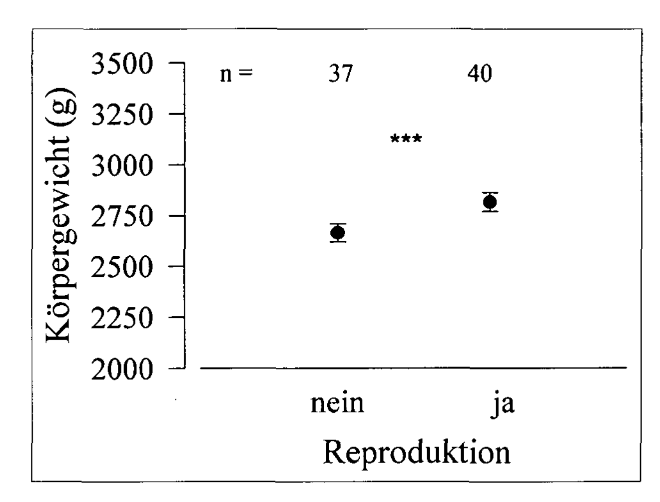


Abb. 2:
Reproduktion dominanter Weibchen in Abhängigkeit des Frühjahrskörpergewichtes (g ± se) (nach HACKLÄNDER 1997).

Reproduktion

Sowohl in Gefangenschaft (PSENNER 1958) als auch im Freiland (MÜLLER-USING & MÜLLER-USING 1972, ALLAINÉ et al. 1994, LENTI BOERO 1994) pflanzen sich dominante Alpenmurmeltierweibchen nicht jedes Jahr fort. SALA et al. 1997 geben an, daß dominante Weibchen höchstens zwei aufeinander folgende Jahre Jungtiere hervorbringen, worauf eine Pause von ein bis drei Jahren eingelegt wird. Für Alpenmurmeltierweibchen aus dem Berchtesgadener Untersuchungsgebiet (ca. 1200 m ü. d. M.) berichten HACKLÄNDER et al. (1998), daß jedes Jahr 64 Prozent aller dominanten Weibchen reproduzierten. Das bedeutet aber nicht, daß dominante Weibchen ca. alle zwei Jahre reproduzieren, denn wie bei den anderen Studien konnte auch hier eine Bandbreite gefunden werden, innerhalb der ein Weibchen alternierend reproduzierte oder bis zu fünf Jahre hintereinander Nachwuchs aufziehen konnte. Der Ausfall der Reproduktion kann u. a. durch die Kondition der Weibchen als auch durch die Sozialstruktur einer Familiengruppe verursacht sein.

Kondition

Die körperliche Verfassung spielt bei Alpenmurmeltieren nicht nur eine wesentliche Rolle für das Erreichen der Geschlechtsreife, sondern beeinflußt auch in besonderem Maße die Fortpflanzungsfähigkeit. Dies trifft vor allen Dingen für die Weibchen zu, da sie im Gegensatz zu den Männchen die größeren Kosten für Fortpflanzung tragen. Reproduzierende Weibchen setzen nämlich während der Trächtigkeit und der Laktation einen Großteil der verfügbaren körperaufbauenden Substanzen für die Entwicklung ihrer heranwachsenden Jungtiere ein. Für Alpenmurmeltiere stellt dies ein besonderes Problem dar, da zur Zeit der frühen Trächtigkeit der Schnee noch nicht vollständig abgetaut ist und damit keine oder sehr wenig Nahrung vorhanden ist (ARNOLD 1990b, 1993b). Zwei bis drei Wochen nach dem Verlassen des Winterbaues nehmen Alpenmurmeltierweibchen deshalb auch weiterhin Gewicht ab (KRAPP 1978, HACKLÄNDER 1997). Wie die Weibchen der Waldmurmeltiere (*M. monax*: GRIZZEL 1955; SNYDER et al. 1961) und Gelbbauchmurmeltiere (*M. flaviventris*: ANDERSEN et al. 1976) zehren offensichtlich auch Alpenmurmeltierweibchen noch während der Trächtigkeit und Laktation von ihren vorjährigen Fettreserven. Je geringer der winterliche Fettverlust ist, desto wahrscheinlicher ist demnach für Murmeltierweibchen eine erfolgreiche Reproduktion. Bei einem niedrigen Frühjahrsgewicht reichen die Energiereserven nicht dazu aus, sowohl sich selbst zu erhalten als auch Jungtiere zu produzieren, weshalb Alpenmurmeltierweibchen eine Trächtigkeit nur dann erfolgreich durchführen, wenn sie nach Beenden des Winterschlafs ein überdurchschnittliches Körpergewicht haben (HACKLÄNDER 1997). Scheinbar besteht hierbei eine Art Körpergewichts-Schwellenwert, oberhalb dessen es nur möglich ist, eine Trächtigkeit durchzuführen (Abb. 2). Unter menschlicher Obhut können Alpenmurmeltiere jedoch ein weitaus höheres Körpergewicht als im Freiland erreichen (KRAPP 1978) und deshalb regelmäßig und schon im Alter von zwei Jahren reproduzieren (PSENNER 1960b).

Auf Grund der erhöhten Kosten nehmen reproduzierende Weibchen im Laufe der Fortpflanzung weniger an Körpergewicht zu als Weibchen, die mit der Reproduktion aussetzen (HACKLÄNDER 1997). Dies ist auch ein Grund dafür, weshalb bei Müttern der Fellwechsel erst später stattfindet. Nicht reproduzierende Weibchen setzten die verfügbare Zeit hauptsächlich dazu ein, ihr eigenes Gewicht zu erhöhen. Anscheinend schaffen es reproduzierende Weibchen dennoch, den geringeren

Körpergewichtszuwachs während der Trag- und Säugezeit wieder annähernd zu kompensieren (HACKLÄNDER 1997), indem sie nach der Entwöhnung der Jungtiere einen Großteil ihres Zeitbudgets zum Aufbau ihrer Fettdepots verwenden (vgl. GRIZZEL 1955, BARASH 1973a) und später als nicht reproduzierende Weibchen in den Winterschlaf gehen (s. a. ARMITAGE 1962, 1986).

Für Alpenmurmeltierweibchen ist der elterliche Aufwand mit dem Ende der Aktivzeit jedoch nicht abgeschlossen, denn sie sind noch während des Winterschlafs gefordert. Der Abbau von Fettreserven ist über diese Zeit besonders groß, wenn Jungtiere in einer Familie überwintern, da diese auf Grund ihrer geringen Fettreserven auf das Wärmen durch andere Familienmitglieder angewiesen sind (ARNOLD 1990b). Die Wintersterblichkeit adulter Tiere ist vor allem dann sehr hoch, wenn die Fettdepots während der aktiven Zeit nicht genug aufgebaut werden konnten. Besonders gefährdet sind in diesem Zusammenhang reproduzierende Weibchen in Jahren mit frühem Wintereinbruch oder langen Wintern (s. a. ARMITAGE & DOWNHOWER 1974).

Soziale Faktoren

Ob Alpenmurmeltierweibchen reproduzieren, ist nicht allein von deren Alter und Kondition abhängig. Daneben spielt das Sozialsystem ebenfalls eine entscheidende Rolle: In einer Familie bringen nur dominante Weibchen Nachwuchs hervor (ARNOLD 1990a, HACKLÄNDER et al. 1998), der von mehreren Männchen in der Gruppe gezeugt sein kann. Je mehr subdominante Männchen in der Gruppe leben, desto geringer wird der Anteil des dominanten Männchens an der Vaterschaft und je mehr subdominante Weibchen in einer Gruppe vorkommen, desto geringer sind die Chancen für das dominante Weibchen, erfolgreich zu reproduzieren (HACKLÄNDER et al. 1998). Eigentlich sollte ein dominantes Weibchen gerade dann Nachwuchs aufziehen, wenn es mit vielen Tieren in einer Familie lebt, da mit steigender Gruppengröße die Wintersterblichkeit der Jungtiere sinkt (ARNOLD 1993a). Doch anscheinend läuft die Konkurrenz zwischen den Weibchen diesen positiven Gruppeneffekten zuwider. In einer Familiengruppe herrscht damit eine Unterdrückung der Reproduktion zwischen den Tieren vor.

Unterdrückung der Reproduktion des gleichen Geschlechts

Die Mechanismen der Unterdrückung der Reproduktion subdominanter Alpenmurmeltiere wurde sowohl für Männchen (ARNOLD & DITTAMI 1997) als auch für Weibchen (HACKLÄNDER & ARNOLD 1998b, 1999a; HACKLÄNDER et al. 1998) untersucht. Bei beiden Geschlechter wird die Fortpflanzung subdominanter Tiere durch Stress unterdrückt, der von den dominanten Tieren ausgeübt wird.

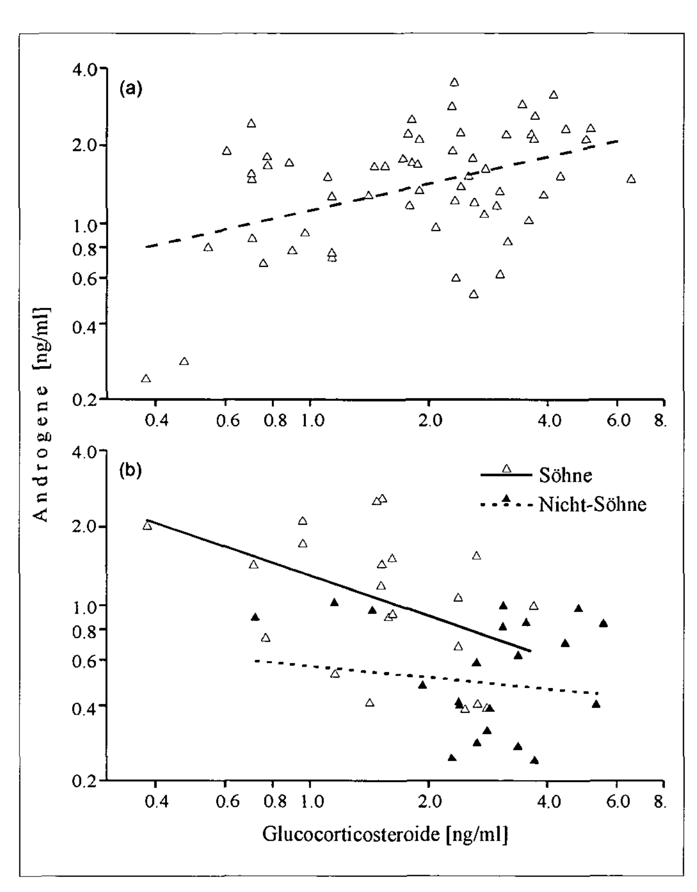


Abb. 3: Verhältnis zwischen Androgenen und Glucocorticoiden im Blut dominanter (a) und subdominanter (b) Männchen (nach ARNOLD & DITTAMI 1997).

Als Indikator für Stress wird in den unterdrückten Tieren eine erhöhte Konzentration an Glucocorticoiden im Blut gefunden, die sich negativ auf die Produktion von Geschlechtshormonen (Testosteron bzw. Progesteron) und damit auf die Ausbildung von funktionsfähigen Geschlechtsorganen auswirken können. Da aber die in einer Gruppe geborenen Jungtiere nur einem Weibchen

aber prinzipiell mehreren Männchen zugeordnet werden können, ist das Ausmaß der Unterdrückung für das jeweilige Geschlecht unterschiedlich ausgeprägt.

Das territoriale Paar ist gegenüber gleichgeschlechtlichen Tieren der Gruppe dominant. Diese Dominanz kommt vor allem in Sozialkonflikten zu Tage, bei denen es zwischen den Tieren zu Auseinandersetzungen mit ernsthaften Verletzung kommen kann. Initiatoren dieser sozionegativen Interaktionen sind vor allem dominante Tiere. Auf Grund ihres dominanten Status gehen sie auch meistens als Sieger dieser Auseinandersetzungen hervor. Bei den Männchen sind diese Kämpfe zwar rar aber durch ernsthafte Bißverletzungen geprägt (ARNOLD & DITTAMI 1997). Interessanterweise werden subdominante Männchen nicht zu gleichen Teilen vom dominanten Männchen attackiert. Vielmehr differenziert das dominante Männchen hinsichtlich der verwandtschaftlichen Beziehung zu den subdominanten Männchen. Söhne des dominanten Männchens werden nur in geringem Maße, nichtverwandte Männchen in sehr hohem Maße unterdrückt. Diese unterschiedliche Behandlung wirkt sich dementsprechend unterschiedlich auf die Produktion von Glucocorticoiden aus. Auf Grund dieser differenzierten Ausübung sozionegativer Interaktionen fanden ARNOLD & DITTAMI (1997) auch Unterschiede in den beiden Gruppen an subdominanten Männchen hinsichtlich des Verhältnisses zwischen Androgenen (v. a. Testosteron) und Glucocorticoiden (Abb. 3). Während bei dominanten Männchen Androgene und Glucocorticoide im Blut positiv korrelierten (Abb. 3a), wurde im Blut subdominanter Männchen eine negative Beziehung gefunden. Zwar gab es keinen Unterschied zwischen Söhnen und Nicht-Söhnen in der Steigung der jeweiligen Regressionen, aber die Androgenkonzentrationen waren im Blut von Söhnen grundsätzlich höher (Abb. 3b). Die dadurch bedingte eventuell unterschiedliche Fortpflanzungsfähigkeit wirkte sich offensichtlich auf den Anteil der gezeugten Jungtiere eines Wurfes aus.

Bei den Weibchen ist das Ausmaß der Reproduktionsunterdrückung ungleich stärker ausgeprägt. Die Wintersterblichkeit von Jungtieren steigt mit der Zahl der Jungtiere im Winterbau. Eine Familiengruppe ist scheinbar nicht in der Lage mehr als einen Wurf während des Winters zu wärmen. Zwischen Alpenmurmeltierweibchen herrscht damit eine viel größere Konkurrenz als zwischen den Männchen. Selbst nah verwandte subdominante Weibchen kann das dominante Weibchen nicht an der Fortpflanzung teil haben lassen. Zwar werden Töchter seltener vom dominanten Weibchen attackiert (DANNHEIMER 1993, HACKLÄNDER 1997), die Konsequenz bleibt aber für alle subdominanten Weibchen gleich. Im Gegensatz zu männlichen Subdominanten, deren Fortpflanzungsfähigkeit mehr oder weniger reduziert wird, werden subdominante Weibchen grundsätzlich an der Fortpflanzung gehindert. Es bleibt die Frage, warum subdominante Weibchen überhaupt trächtig werden, wenn sie dabei scheinbar ohnehin erfolglos sind. Eine Trächtigkeit wäre für ein subdominantes Weibchen dann von Vorteil, wenn das dominante Weibchen abwandert oder im Laufe des Frühjahrs stirbt. In diesem Fall könnte das subdominante Weibchen dominant werden und erfolgreich reproduzieren. Nicht trächtige subdominante Weibchen hätten in dieser Situation ein verlorenes Jahr in Hinblick auf ihren Lebenszeitfortpflanzungserfolg.

Vor allem während der frühen Trächtigkeit initiieren dominante Weibchen gegen gleichgeschlechtliche Gruppenmitglieder sozionegative Interaktionen (DANNHEIMER 1993, GOOSSENS et al. 1996, HACKLÄNDER et al. 1998) und gehen als Zeichen ihrer Dominanz bei Auseinandersetzungen als Sieger hervor. Subdominante Weibchen werden von den dominanten Weibchen in Ringkämpfen zu Boden geworfen, gebissen und verjagt. Diese Form der Attacken wird in den ersten drei Wochen der Trächtigkeitsperiode immer häufiger und heftiger. Als Folge diese Konflikte steigt im Blut subdominanter Weibchen die Konzentration an Glucocorticoiden und stört damit das sensible Hormongleichgewicht während einer potentiellen Trächtigkeit (Abb. 4). Neben dem Abort der Föten besteht in der Gruppe der Sciuridae auch die Möglichkeit, Embryonen zu resorbieren (SNYDER & CHRISTIAN 1960, SNYDER 1962, NEE 1969, BIBIKOW 1996). Nach der Trächtigkeit

schließt sich für konkurrierende Weibchen die Gelegenheit des Infantizids an (ARMITAGE et al. 1979, SHERMAN 1982, BALFOUR 1983, BRODY & MELCHER 1985, HOOGLAND 1985).

Zum Schutz vor Stress halten sich subdominante Tiere von Initiatoren sozionegativer Interaktionen fern (DANNHEIMER 1993, HACKLÄNDER 1997). BARASH (1973a) stellte für Olympmurmeltiere fest, daß sie ihren Schlafbau nicht willkürlich auswählten. Subdominante Tiere dieser Art suchten einen Schlafbau abseits der Gruppe auf und damit entfernt von den territorialen Tieren und gliederten sich erst gegen Ende des Sommers wieder in die Gruppe ein, um darauf gemeinsam mit ihnen den Winterschlaf zu verbringen. Ähnliche Ergebnisse konnte FREY-ROOS (unpubl.) für Alpenmurmeltiere im Nationalpark Berchtesgaden erzielen, indem er einen Zusammenhang zwischen der Wahl des Schlafbaus und den vorangegangenen Kontakten während des Tages feststellen konnte. Diese Ergebnisse konnten von HACKLÄNDER (1997) durch telemetrischen Untersuchungen bestätigt werden. Nach Einbruch der Dämmerung waren subdominante Weibchen, die häufig in sozionegative Interaktionen mit dem dominanten Weibchen verwickelt waren, selten mit diesem in einem gemeinsamen Schlafbau. Subdominante Männchen, die mit dem dominanten Weibchen kaum in Konflikt gerieten, konnten häufiger mit diesem in einem gemeinsamen Schlafbau gefunden werden.

Im Übrigen können mit dem hier dargestellten Mechanismus auch dominante Weibchen von subdominanten Weibchen an der Durchführung einer erfolgreichen Fortpflanzung gehindert werden. Je mehr subdominante Weibchen mit einem dominanten Weibchen zusammenleben, desto unwahrscheinlicher ist die Reproduktion bei dominanten Weibchen (Abb. 5). Anscheinend werden die Kosten der Unterdrückung subdominanter Weibchen für ein dominantes Weibchen in diesem Fall zu hoch und sie setzen mit der Reproduktion aus.

Unterdrückung der Reproduktion des anderen Geschlechts

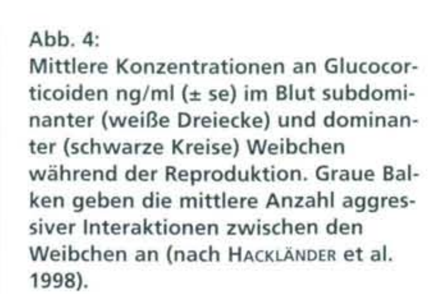


Abb. 4:
Mittlere Konzentrationen an Glucocorticoiden ng/ml (± se) im Blut subdominanter (weiße Dreiecke) und dominanter (schwarze Kreise) Weibchen während der Reproduktion. Graue Balken geben die mittlere Anzahl aggressiver Interaktionen zwischen den Weibchen an (nach HACKLÄNDER et al. 1998).

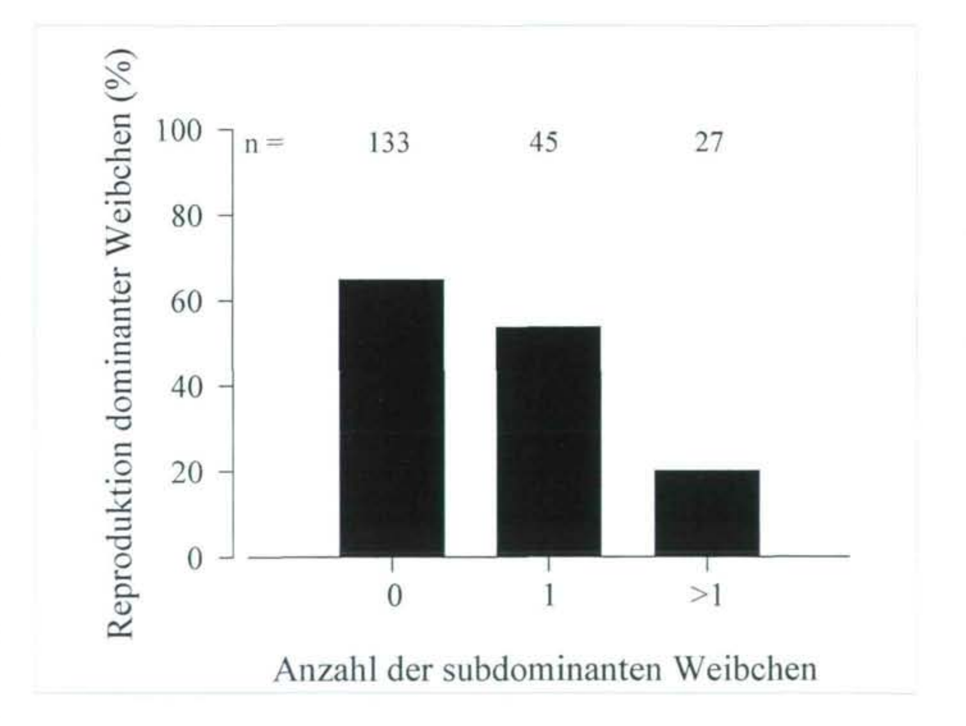


Abb. 5:
Anteil reproduzierender dominanter Weibchen in Abhängigkeit der Anzahl subdominanter Weibchen in der Gruppe (nach HACKLÄNDER 1997).

Neben der intrasexuellen Unterdrückung der Reproduktion zeigten HACKLÄNDER & ARNOLD (1998a; 1999b) auch ein intersexuelle Unterdrückung bei Alpenmurmeltieren. Dominante Weibchen, die unter günstigen Nahrungs- und Sozialbedingungen leben, wer-

den an der Fortpflanzung gehindert, wenn sich in ihrer Gruppe ein Männchenwechsel an der Spitze der Männchenhierarchie vollzieht. Eindeutig trächtige Weibchen bleiben vor allem dann ohne Jungtiere, wenn sich dieser Männchenwechsel nach der Paarungszeit und vor dem Entwöhnen der Jungtiere vollzieht. Die neue hinzukommenden Männchen sind in diesen Fällen von der Vaterschaft ausgeschlossen und sollten so früh wie möglich vermeiden, daß das dominante Weibchen Jungtiere gebärt oder säugt, die mit Sicherheit nicht von ihm gezeugt sind. Um dies durchzusetzen können die Männchen sowohl eine Trächtigkeit zum Abbruch führen (HACKLÄNDER & ARNOLD 1999b) als auch bereits geborene Jungtiere töten (COULON et al. 1995). Schließlich erspart sich das Männchen damit unnötig hohe Kosten während des kommenden Winterschlafs, in dem die Jungtiere gewärmt werden müßten. Auch das Weibchen hat durch das Ausbleiben der Jungen die hohen Kosten der Trächtigkeit und Säugezeit gespart und erwacht aus dem nächsten Winterschlaf mit einem überdurchschnittlichen Körpergewicht. Dadurch sind Weibchen nach einem Jahr mit Männchenwechsel auch mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit wieder reproduktiv.

Fortpflanzungsstrategien

Nach dem „Reproductive Suppression Model" von WASSER & BARASH (1983) können Säugetierweibchen ihren Lebenszeitreproduktionserfolg maximieren, indem sie nicht reproduzieren, wenn die zukünftigen Bedingungen für das Überleben der Nachkommen besser sind als die gegenwärtigen. Das Aussetzen der Reproduktion kann dabei sowohl auf die körperliche Verfassung der Weibchen als auch auf die soziale Situation in der Gruppe zurückzuführen sein.

Je älter ein Weibchen ist, desto kleiner wird der zukünftige noch realisierbare Fortpflanzungserfolg. Jüngere Weibchen mit einer noch hohen Lebenserwartung haben dagegen einen größeren zukünftigen Fortpflanzungswert. An sich sollten dominante Weibchen immer dann reproduzieren, wenn sie körperlich dazu in der Lage sind, vorausgesetzt der zukünftige Reproduktionserfolg wird nicht um mehr geschmälert als der derzeitige Reproduktionserfolg ausmacht. Für Weibchen, die schon längere Zeit dominant waren, lohnt es sich scheinbar nicht, mit der Reproduktion auszusetzen und auf erfolgversprechendere Jahre zu warten, weil sie wegen ihres hohen Alters nicht sicher sein können, ob sie im nächsten Jahr noch Nachwuchs bekommen können. In solchen Fällen sind das Aufwachgewicht und die Verfügbarkeit von Nahrung aus strategischen Gründen von geringerer Bedeutung. Schließlich beträgt die durchschnittliche Dauer der Dominanz z. B in der Berchtesgadener Population nur vier Jahre.

Reproduktion und Sozialleben – ein Widerspruch?

Als negative Konsequenz der Sozialität steht der Wettbewerb zwischen den Tieren einer Familie um die Reproduktion. Vor allem Weibchen stehen vor der Entscheidung, innerhalb ihrer Familie oder an einem anderen Ort dominant zu werden oder als subdominantes Tier in der Gruppe zu verbleiben und damit nicht zu reproduzieren.

Murmeltiere wandern erst aus einer Familie ab, wenn sie in der Lage sind ein Territorium zu übernehmen. Dieses Alter sollte im Adultstadium erreicht sein. Doch nicht nur fast alle Zweijährigen sondern auch ca. ein Drittel der Drei- und Vierjährigen bleiben ein weiteres Jahr in einer Familie (ARNOLD 1990a, 1990b; s. a. PERRIN et al. 1993). Als Ausnahme konnte in der Berchtesgadener Population ein fünfjähriges subdominantes Weibchen in einer Familie registriert werden. Es war mit dem dominanten Weibchen nicht verwandt und hatte mit diesem häufig (sozionegativen) Kontakt.

ARNOLD (1990a, 1993b, 1997) beschrieb, welchen Anpassungswert eine verzögerte Abwanderung haben kann. Neben dem hohen Risiko während einer Wanderung (FREY-ROOS 1998, s. a. Kapitel „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge") stehen vor allem Vorteile durch das Erlangen indirekter Fitness im Vordergrund, die durch das Wärmen verwandter Tiere während des Winterschlafs erzielt werden können. Die

Vorteile des Familienlebens überwiegen anscheinend bis zu einem gewissen Punkt über den kurzfristigen Verlust der eigenen Fortpflanzung. Da mit zunehmenden Alter der zukünftige Fortpflanzungserfolg immer kleiner wird, sollten subdominante Weibchen ab einem beistimmten Alter nicht länger in einer Gruppe bleiben und auf die Reproduktion verzichten, sondern versuchen, die inklusive Fitness durch den Anteil direkter Fitness zu erhöhen. Aus diesem Grund wandern subdominante Tiere in der Regel spätestens als Fünfjährige im Frühjahr ab oder übernehmen das Territorium ihrer Familie (ARNOLD 1990a).

Danksagung

Unser Dank gilt den vielen Mitarbeitern im Freiland und im Labor. Herrn Univ.-Prof. Dr. Erich MÖSTL vom Institut für Biochemie an der Veterinärmedizinischen Universität Wien danken wir für die freundliche Unterstützung bei den Hormonanalysen. Diese Studie wurde mit Mitteln der Max-Planck-Gesellschaft und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Ar 180/1-1; SFB 305, Projekt C8) finanziell unterstützt. Der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden sind wir für die Bereitstellung der Unterkunft und für die organisatorische Hilfe zu Dank verbunden.

Zusammenfassung

Alpenmurmeltiere sind zwar ab dem zweiten Lebensjahr geschlechtsreif, an der Reproduktion in einer Familie sind jedoch nicht alle Tiere beteiligt. Kopulationen können zwischen allen Weibchen und Männchen einer Gruppe beobachtet werden. Da sich auch nah verwandte Tiere untereinander paaren, findet nicht selten enge Inzucht statt, die sich aber anscheinend nicht negativ auswirkt. Die Reproduktion ist allein den dominanten Weibchen vorbehalten. An der Vaterschaft des Wurfes können mehrere Männchen der Gruppe beteiligt sein, die meisten Jungtiere werden aber vom dominanten Männchen gezeugt. Die Unterdrückung der Reproduktion der subdominanten Tiere durch die dominanten findet über kämpferische Auseinandersetzungen statt, die eine Konzentrationserhöhung der als Streßhormone bezeichneten Glucocorticoide im Blut unterlegener Tiere bewirken. Während die Unterdrückung der Reproduktion bei den Männchen nur zum Teil stattfindet, und vor allem Söhne des dominanten Männchens direkten Fortpflanzungserfolg haben können, ist die Unterdrückung bei den Weibchen vollständig. In Familien mit mehreren subdominanten Weibchen kann die Fortpflanzung dominanter Weibchen ebenfalls eingeschränkt sein. Neben dieser intrasexuellen Unterdrückung sind auch Männchen in der Lage die Fortpflanzung dominanter Weibchen zu verhindern, wenn sie ein Territorium nach der Paarungszeit übernehmen. Den vielen Vorteilen des Soziallebens stehen beim Alpenmurmeltier demnach auch zahlreiche Nachteile in Bezug auf die Reproduktion gegenüber.

Literatur

ALLAINÉ D., RODRIGUE I., LE BERRE M. & R. RAMOUSSE (1994): Habitat preferences of alpine marmots, *Marmota marmota*. — Can. J. Zool. **72**: 2193-2198.

ANDERSEN D.C., ARMITAGE K.B. & R.S. HOFFMANN (1976): Socioecology of marmots: female reproductive strategies. — Ecology **57**: 552-560.

ARMITAGE K.B. (1962): Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). — Anim. Behav. **10**: 319-331.

ARMITAGE K.B. (1986): Marmot polygyny revisited: determinants of male and female reproductive strategies. — In: RUBENSTEIN, D.S. & R.W. WRANGHAM (eds.): Ecological aspects of social evolution. Princeton Univ. Press., New Jersey, pp. 303-331.

ARMITAGE K.B. & J.F. DOWNHOWER (1974): Demography of yellow-bellied marmot populations. — Ecology **55**: 1233-1245.

ARMITAGE K.B., JOHNS D.W. & D.C. ANDERSEN (1979): Cannibalism among yellow-bellied marmots. — J. Mammal. **60**: 205-207.

ARNOLD W. (1990a): The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 229-237.

ARNOLD W. (1990b): The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 239-246.

ARNOLD W. (1993a): Energetics of social hibernation. — In: CAREY C., FLORANT G.L., WUNDER B.A. & B. HOROWITZ (eds.): Life in the Cold III: Ecological, physiological and molecular mechanisms. — Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 65-80.

ARNOLD W. (1993b): Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **86**,2: 79-93.

ARNOLD W. (1995): Social behaviour and telemetric assessment of thermoregulation in hibernating marmots. — In: ALLEVA E., FASOLO A., LIPP H.P., NADEL L. & L. RICCERI (eds.): Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings, Kluwer Acad. Publ., Netherlands, pp. 395-411.

ARNOLD W. (1997): Verzögerte Abwanderung und soziales Leben bei Murmeltieren: Strategien des Überlebens im alpinen Lebensraum. — In: FRANCK D. (Hrsg.), Verhaltensbiologie, Thieme, Stuttgart, New York, pp. 156-160.

ARNOLD W. & J. DITTAMI (1997): Reproductive suppression in male alpine marmots. — Anim. Behav. **53**: 53-66.

ARNOLD W., KLINKICHT M., RASSMANN K. & D. TAUTZ (1994): Molecular analysis of the mating system of alpine marmots (*Marmota marmota*). — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **87** (1): 27.

BALFOUR D. (1983): Infanticide in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. — Anim. Behav. **31**: 949-950.

BARASH D.P. (1973a): The social biology of the Olympic marmot. — Anim. Behav. Monogr. **6**: 173-245.

BARASH D.P. (1973b): Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). — Anim. Behav. **21**: 579-584.

BARASH D.P. (1974): The social behavior of the hoary marmot (*Marmota caligata*). — Anim. Behav. **22**: 256-261.

BARASH D.P. (1976): Social behaviour and individual differences in free-living alpine marmots (*Marmota marmota*). — Anim. Behav. **24**: 27-35.

BIBIKOW D.I. (1996): Die Murmeltiere der Welt. — Westarp-Wiss.; Magdeburg: Spektrum Akad. Verl. Heidelberg: (NBB 388).

BRODY A.K. & J. MELCHER (1985): Infanticide in yellow-bellied marmots. — Anim. Behav. **33**: 673-674.

BRUNS U. (1997): Untersuchungen zu Grad und Häufigkeit von Inzucht beim Alpenmurmeltier (*Marmota m. marmota*) mittels DNA-fingerprinting. — Diplomarbeit. Philipps-Universität Marburg, Deutschland.

COULON J., GRAZIANI L., ALLAINÉ D., BEL M.-C. & S. POUDEROUX (1995): Infanticide in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). — Ethol. Ecol. Evol. **7**: 191-194.

DANNHEIMER S. (1993): Soziale und endokrine Mechanismen der Unterdrückung der Reproduktion beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota marmota*). — Diplomarbeit. Ludwig-Maximilian-Universität München, Deutschland.

FREY-ROOS F. (1998): Geschlechtsspezifisches Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). — Dissertation. Philipps-Universität Marburg, Deutschland.

GOOSSENS B., COULON J., ALLAINÉ D., GRAZIANI L., BEL M.-C. & P. TABERLET (1996): Immigration of a pregnant female in an alpine marmot family group: behavioural and genetic data. — C. R. Acad. Sci. III **319**(3): 241-246.

GOOSSENS B., GRAZIANI L., WAITS L.P., FARAND E., MAGNOLON S., COULON J., BEL M.-C., TABERLET P. & D. ALLAINÉ (1998): Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. — Behav. Ecol. Sociobiol. **43**: 281-288.

GRIZZEL R.A. Jr. (1955): A study of the southern woodchuck, *Marmota monax monax*. — Amer. Midl. Nat. **53**: 257-293.

HACKLÄNDER K. (1997): Der Einfluß der Kondition, des Lebensalters und sozialer Faktoren auf die Fertilität von Alpenmurmeltierweibchen (*Marmota marmota*). — Diplomarbeit. Philipps-Universität Marburg, Deutschland.

HACKLÄNDER K. & W. ARNOLD (1998a): Failure of reproduction in female Alpine marmots after territory take-overs by males. — Reprod. Dom. Anim. Suppl. **5**: 66.

HACKLÄNDER K. & W. ARNOLD (1998b): Reproductive suppression in female alpine marmots (*Marmota marmota*). — In: REIG S. (ed.): Abstracts of the Euro-American Mammal Congress. Universidad de Santiago de Compostela, pp. 252-253.

HACKLÄNDER K. & W. ARNOLD (1999a): Female reproduction in alpine marmots (*Marmota marmota*). — Zoology **102**, Suppl. II (DZG 92.1): 14.

HACKLÄNDER K. & W. ARNOLD (1999b): Male-caused failure of female reproduction and its adaptive value in alpine marmots (*Marmota marmota*). — Behav. Ecol.: im Druck.

HACKLÄNDER K., MÖSTL E. & W. ARNOLD (1998): Reproduction and sociality in female alpine marmots: A contradiction? — Rep. Dom. Anim. Suppl. **5**: 65.

HEMBECK H. (1958): Zum Paarungsverhalten der Murmeltiere. — Z. Jagdwiss. **4**: 40-41.

HOOGLAND J.L. (1985): Infanticide in prairie dogs: lactating females kill offspring of close kin. — Science **230**: 1037-1040.

JOHNS D.W. & K.B. ARMITAGE (1979): Behavioral ecology of alpine yellow-bellied marmots. — Behav. Ecol. Sociobiol. **5**: 133-157.

KLINKICHT M. (1993): Untersuchungen zum Paarungssystem des Alpenmurmeltieres (*M. m. marmota*) mittels DNA-fingerprinting. — Dissertation. Ludwig-Maximilian-Universität München, Deutschland.

KRAPP F. (1978): *Marmota marmota* (LINNAEUS, 1758) - Alpenmurmeltier. — In: NIETHAMMER J. & F. KRAPP (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 1, Rodentia 1. Akad. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 152-181.

KRATOCHVÍL J. & V. HRABE (1964): Das männliche Genitalsystem des europäischen Bergmurmeltieres *Marmota marmota latirostris* KRAT. 1961. — Z. Säugetierkd. **29**: 290-304.

LATTMANN P. (1973): Beiträge zur Ökologie und zum Verhalten des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota marmota* L.). — Erg. Wiss. Unters. Schweizer. Nationalpark **11**: 273-347.

LENTI BOERO D. (1994): Survivorship among young Alpine marmots and their permanence in their natal territory in a high altitude colony. — IBEX, J. M. E. **2**: 9-16.

MÜLLER-USING D. (1956): Zum Verhalten des Murmeltieres (*Marmota marmota* (L.)). — Z. Tierpsych. **7**: 135-142 .

MÜLLER-USING D. (1957): Die Paarungsbiologie der Murmeltiere. — Z. Jagdwiss. **3**: 24-28.

MÜLLER-USING D. & R. MÜLLER-USING (1972): Das Murmeltier in den Alpen (*Marmota marmota* L.). — BLV, München.

NEE J.A. (1969): Reproduction in a population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). — J. Mammal. **50**: 756-765.

PERRIN C., COULON J. & M. LE BERRE (1993): Social behavior of alpine marmots (*Marmota marmota*): seasonal, group and individual variability. — Can. J. Zool. **71**: 1945-1953.

PSENNER H. (1956a): Neue Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie des Murmeltieres. — Z. Jagdwiss. **2**: 1468-1520.

PSENNER H. (1956b): Beobachtungen über die Fortpflanzungsbiologie des Murmeltiers. — Dtsch. Jäger **73**: 378-379.

PSENNER H. (1957): Neues vom Murmeltier, *Marmota m. marmota* (LINNÉ, 1758). — Säugetierkd. Mitt. **5**: 4-10.

PSENNER H. (1958): Weitere Murmeltierbeobachtungen. — Dtsch. Jäger **75**: 484-485.

PSENNER H. (1960a): Das Verhalten der Murmeltiere (*Marmota m. marmota*), insbesondere von Mutter und Jungen, im Bau. — Säugetierkd. Mitt. **8**: 144-148.

PSENNER H. (1960b): Welche Erkenntnisse brachten die Murmeltierforschungen in den letzten Jahren. — Proc. Int. Symp. Methods. Mamm. Invest. 1960, pp. 259-263.

SALA L., TONGIORGI P., GIANAROLI M., SOLA C. & A. SPAMPANATO (1997): Long-term monitoring of a population of marmots in the northern Apennines - Preliminary data. — In: RUMIANTSEV V.YU., NIKOLSKII A.A. & O.V. BRANDLER (eds.): Holarctic Marmots as a factor of Biodiversity. Moskau, ABF, pp. 187-188.

SHERMAN P.W. (1982): Infanticide in ground squirrels. — Anim Behav **30**: 938-939.

SNYDER R.L. (1962): Reproductive performance of a population of woodchucks after a change in sex ratio. — Ecology **43**: 506-515.

SNYDER R.L. & J.J. CHRISTIAN (1960): Reproductive cycle and litter size of the woodchuck. — Ecology **41**: 647-655.

SNYDER R.L., DAVIS D.E. & J.J. CHRISTIAN (1961): Seasonal changes in the weights of woodchucks. — J. Mammal. **42**: 297-312.

WASSER S.K. & D.P. BARASH (1983): Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. — Quart. Rev. Biol. **58**: 513-538.

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. K. HACKLÄNDER
Dipl.-Biol. U. BRUNS
Univ.Prof. Dr. W. ARNOLD

alle:
Forschungsinstitut für Wildtierkunde
und Ökologie
Veterinärmedizinische Universität
Wien
Savoyenstraße 1
A-1160 Wien
Austria

Korrespondenz an
Dipl.-Biol. K. HACKLÄNDER
e-mail: Klaus.Hacklaender@vu-
wien.ac.at